动 物 学 研 究 2005, Aug. 26 (4): 386-390 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

聚果榕上黄猄蚁对传粉小蜂和非传粉小蜂后代数量的影响

魏作东[1,2], 彭艳琼[1,2], 徐 磊[1,2], 杨大荣[1,*]
(1. 中国科学院西双版纳热带植物园 昆明分部, 云南 昆明 650223; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: 2003年12月—2004年5月在中国科学院西双版纳热带植物园, 对聚果榕 (*Ficus racemosa* Linn.) 上活动的黄猄蚁进行了野外观测和隔离实验。预备观察到传粉小蜂钻入榕果内产卵; 5种非传粉小蜂在果外用产卵器刺入果壁产卵, 疤痕数量即为非传粉小蜂的产卵次数。在用粘鼠胶作隔离黄猄蚁的材料前, 做了粘鼠胶对6种小蜂产卵的影响实验, 发现粘鼠胶颜色气味等对其产卵无影响。随机选8株样树, 在样树刚挂果时, 在每株树上选取大小、位置、发育时期均相近的2个果枝 (一组)。一枝在基部涂上粘鼠胶 (处理), 另一枝不作任何处理 (对照)。当榕果变成橙色且变软时, 将其采下单独分装, 计数各单果内6种小蜂的数量。传粉小蜂在榕果的雌花期进入果内传粉和产卵, 通常数秒内就能从果外的花托口钻入榕果, 产卵受黄猄蚁干扰很小。而5种非传粉小蜂都是在榕果壁上将产卵器插入果内产卵, 产卵持续的时间变化较大, 从几分钟到几个钟头不等, 因而其产卵受黄猄蚁干扰较大。双因素方差分析结果表明, 黄猄蚁对榕果内各种小蜂的数量百分数都有显著影响 ($n=82$, $F_{1,80}>9$, $P<0.02$)。隔离黄猄蚁后, 传粉小蜂的后代数量占各种小蜂总数的百分率显著降低 (2.14%); 未隔离占73.02%; 除 *P. agraensis* 外, 隔离黄猄蚁后, 其他4种非传粉小蜂后代百分率均提高。聚果榕上的黄猄蚁有利于传粉小蜂繁殖, 不利于非传粉小蜂繁殖, 从而间接有益于榕树。

关键词: 黄猄蚁; 榕树; 传粉小蜂; 非传粉小蜂
中图分类号: Q969.29; Q969.54 **文献标识码**: A **文章编号**: 0254-5853 (2005) 04-0386-05

Impact of *Oecophylla smaragina* on the Percentage Number of Offspring of Pollinator and Non-pollinating Wasps on *Ficus racemosa*

WEI Zuo-dong[1,2], PENG Yan-qiong[1,2], XU Lei[1,2], YANG Da-rong[1,*]
(1. *Kunming Section, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Kunming* 650223, *China*;
2. *Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100039, *China*)

Abstract: We performed field observations and ant exclusion experiments to determine whether *Oecophylla smaragina* tending homopterans on the fruit (fig) of *Ficus racemosa* Linn. affects the reproduction of *F. racemosa* in Xishuangbanna from December 2003 to May 2004. The results of preliminary observations revealed that pollinator of *F. racemosa* oviposit inside the figs; five species of non-pollinating wasps attacked figs from the exterior; the number of non-pollinating wasps oviposition attempt can be quantified by counting the number of scars they made on the figs. The results of preliminary experiments showed the sticky glue barrier we used to exclude ants has no effect on oviposition of six species of wasps. When there were young figs on the sample trees, we selected two branches (a pair) which were similar in size, position and developmental phase and carried out experiments on eight randomly sampled trees. We excluded *O. smaragina* from one branch of each pair using sticky glue. We collected figs from trees just prior to the time that wasp progeny were due to emerge. We then counted the number of individuals of each wasp species per fig. The results showed that foraging workers of ants attacked non-pollinating wasps severely when which ovipositing on the figs. But they could not interfere with pollinators, which could enter the fig from the ostioles in a few seconds. The result of two-way ANOVA revealed that *O. smaragina* has significant impacts on the percentage (N%) of six wasp species breeding in the fig ($n=82$, $F_{1,80}>9$, $P<0.02$). Ants present the N% of offspring of pollinator was 73.02. Ants excluded the N% of offspring of pollinator re-

收稿日期: 2004-11-04; 接受日期: 2005-05-09
基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30170171, 30200220); 中国科学院知识创新工程重要方向基金资助项目 (KSCX2-SW-105)
* 通讯作者 (Corresponding author), E-mail: yangdr@xtbg.ac.cn
第一作者简介: 魏作东 (1980-), 男, 硕士研究生, 主要从事进化生态学研究。

duced to 2.14. Except for *Platyneura agraensis*, when ants were excluded the N% of offspring of other species of non-pollinating also increased. *Ceratosolen fusciceps* was sole pollinator of *F. racemosa*, while non-pollinating wasps competed with pollinator for galls or parasitized pollinator but play no role in pollination process. So *O. smaragina* can benefit *F. racemosa* indirectly by increasing the N% of pollinator while decreasing the number of non-pollinating wasps'.

Key words: *Oecophylla smaragina*; *Ficus*; Pollinator; Non-pollinating wasp

榕树是桑科（Moraceae）榕属（*Ficus*）植物的总称。因其与传粉者榕小蜂科（Agaonidae）小蜂的协同进化关系而广受关注（Janzen，1979；Herre，1999；Yang et al，2001；Weiblen，2002；Cook，2003）。在大约750种榕树（Berg，1989）中，除少数（Michaloud et al，1996）例外，每种榕树都由一种榕小蜂专一地为其传粉，而这些小蜂靠寄生榕树的部分雌花来繁衍后代。榕果内除了传粉榕小蜂外，还共生有其他多种非传粉小蜂。这些非传粉小蜂依靠榕树－榕小蜂系统生存，却并不为榕树或传粉小蜂提供资源或服务。近年来非传粉小蜂对榕树－榕小蜂系统的影响已经引起有关学者的重视（Bronstein，1991；West & Herre，1994；Weiblen et al，2001）。有些种类的榕果吸引了很多以取食同翅目昆虫蜜露为食的蚂蚁（Cushman et al，1998），这些蚂蚁有可能对榕树－榕小蜂系统产生重大影响（Janzen，1979）。Compton & Robertson（1988）认为榕树上的蚂蚁能强烈影响非传粉小蜂在榕果上产卵，而对传粉小蜂产卵影响不大，对榕树繁殖有正的间接影响。而 Schatz & Hossaert-Mckey（2003）认为榕树上的蚂蚁捕食传粉小蜂多于非传粉小蜂，对榕树繁殖有负的间接影响。本研究以聚果榕（*Ficus racemosa* Linn.）榕果内6种小蜂、聚果榕上的黄猄蚁为研究对象，探讨蚂蚁对聚果榕榕果内6种小蜂产卵及繁殖的影响。

1 方 法

1.1 研究地区的自然概况

研究样地设在云南省西双版纳州勐腊县勐仑镇。西双版纳位于21°41′N—22°41′N，99°55′E—101°50′E，地处热带雨林的北缘。海拔550—680 m。该地区的气候分为3个季节：3—5月为干季；6—10月为雨季；11月—下一年2月为雾凉季。全年气温比较稳定，年平均气温为21.4 ℃；1月平均气温最低（11.2 ℃），4月最高（33.5 ℃）。全年降水量1 557.0 mm，79%～82%的降雨量分布在雨季，年平均相对湿度86%。森林植被为热带雨林北缘类型，榕树是热带雨林关键植物类群之一。

1.2 样树设置

在西双版纳，聚果榕主要分布在溪谷、江河边上，很少分布在原始森林内。因此，我们把样树设在中国科学院西双版纳热带植物园内及附近：1. 园内设2株（分别编号为2和6号）；2. 该园沟谷雨林口罗梭江边1株（3号）；3. 东门对面罗梭江边设3株（1、4和5号）。选取2003年12月—2004年3月开始结果、方便人上下的聚果榕作样树。

1.3 研究对象

聚果榕（*Ficus racemosa* Linn），雌雄同株，为桑科（Moraceae）榕属（*Ficus*）的高大乔木，一年结果4～6次。

聚果榕小蜂（*Ceratosolen fusciceps* Mayr），隶属小蜂总科（Chalcidoidae）榕小蜂科（Agaonidae），产卵于聚果榕的榕果内，并为聚果榕雌花传粉，是聚果榕唯一的传粉者。

金小蜂科（Pterromalidae）中的 *Apocrypta westwoodi* Grandi 和 *Apocrypta* sp.，长尾小蜂科（Calimomidae）中的 *Platyneura mayri* Rasplus、*Platyneura testacea* Motschulsky 和 *Platyneura agraensis* Joseph 同时寄生在聚果榕的榕果内。从果外将产卵器插入果内产卵，但不能给聚果榕传粉。通常称之为非传粉小蜂（Weiblen，2002）。

黄猄蚁（*Oecophylla smaragina* Fabricius）隶属蚁科（Formicidae），是在聚果榕的榕果上活动或定居的主要蚂蚁之一，以榕果上同翅目昆虫分泌的蜜露为食，具明显的领域行为，强烈攻击侵犯其领地的生物（Hölldobler & Wilson，1977；Hölldobler & Lumsden，1980；Hölldobler，1983）。

1.4 方 法

实验于2003年12月—2004年5月进行。在实验开始前，曾经预备观察过传粉小蜂和5种非传粉小蜂的产卵习性。传粉小蜂钻入榕果内产卵，5种非传粉小蜂产卵时都不钻入果内，而是在果外用产卵器刺入果壁产卵，这就会在果壁上留下疤痕。疤痕数量即为非传粉小蜂的产卵次数。

1.4.1 传粉小蜂、非传粉小蜂的产卵活动及其受蚂蚁的干扰程度 从榕树开始挂果到成熟期间，每天在蚂蚁和小蜂活动的高峰期（11：00—14：00）观察蚂蚁对各种小蜂的攻击行为，6种小蜂的产卵行为、产卵持续时间以及蚂蚁攻击行为对6种小蜂产卵的影响。

1.4.2 粘鼠胶对6种小蜂产卵的影响实验 本研究用粘鼠胶作隔离黄猄蚁的材料。考虑到粘鼠胶在隔离黄猄蚁的同时可能会影响小蜂产卵，进而产生实验误差，因此在做黄猄蚁对6种小蜂后代数影响的实验前，进行该实验，以考察粘鼠胶颜色气味等对6种小蜂产卵是否有影响。

随机选取4株样树，在样树刚挂果时，在每株树上选取大小、位置、发育时期均相近的2个果枝（一组）。一枝在基部涂上粘鼠胶（处理），每隔3天涂1次。为让黄猄蚁能够顺利通行，用树枝搭桥连接果枝和树干。另一枝不作任何处理（对照）。在4棵树上根据上述条件选取适宜作实验的果枝1～3组。待榕果发育到中后期、已经观察不到有小蜂产卵时，将榕果采回，统计其疤痕数量（削去新鲜榕果皮，即露出清晰疤痕）和钻进榕果内产卵的传粉小蜂的数量。

1.4.3 隔离黄猄蚁处理对6种小蜂后代数影响的实验 按上述样树、果枝的选取方法，选8株样树，每株树上各选取1～4组果枝。实验期间，每3天检查1次处理果枝上是否有黄猄蚁爬过。如果有黄猄蚁通行，则将黄猄蚁移开，补涂一遍粘鼠胶。当榕果变成橙色且变软时（榕果接近成熟、榕果内的小蜂也快要飞出），将其采下并用120筛目（20 cm×15 cm）的绢纱袋单独分装。带回室内后，收集每个样果内的小蜂，置于75%的酒精中保存，并做标签。同时计数各单果内6种小蜂的数量。

1.5 数据分析

以对照树作为随机因素，处理作为固定因素，每个榕果内传粉小蜂的数量或者每个榕果上的疤痕数量为作响应变量，分别进行双因素方差分析。

如果所得数据的平均数与标准差相关，则对数据进行 lg（$X+1$）转换，以符合双因素方差分析的假设。对百分数进行 $\text{Sin}^{-1}(\sqrt{X})$ 转换。

2 结果与分析

2.1 黄猄蚁对传粉小蜂、非传粉小蜂的产卵活动的影响

由于传粉小蜂、非传粉小蜂的产卵行为不同，黄猄蚁对这两类小蜂的干扰程度也不相同。传粉小蜂在榕果的雌花期进入果内传粉和产卵，通常数秒内就能从果外的花托口钻入榕果。因此，其产卵受黄猄蚁干扰很小。而5种非传粉小蜂都是在榕果壁上将产卵器插入果内产卵，产卵持续的时间变化较大，从几分钟到几个钟头不等。当非传粉小蜂在榕果外壁活动和产卵时，黄猄蚁会惊吓这些小蜂，甚至会将其咬死。因而非传粉小蜂的产卵受黄猄蚁干扰较大。

2.2 粘鼠胶对非传粉小蜂产卵和传粉小蜂进蜂的影响

统计4棵样树共148个榕果上非传粉小蜂产卵留下的疤痕数和传粉小蜂进蜂量（表1），榕果壁非传粉小蜂产卵留下的疤痕数和传粉小蜂进蜂量在处理和对照之间无显著差异。所以，粘鼠胶不会对黄猄蚁影响，可以考虑作为隔离黄猄蚁的材料。

2.3 黄猄蚁对榕果内传粉和非传粉小蜂后代数量百分数的影响

实验进行期间，有两棵榕树上的样果全部落光，只收集到6株树上的榕果共82个。双因素方

表1 粘鼠胶对非传粉小蜂产卵和传粉小蜂进蜂量的影响

Tab. 1 Impact of sticky glue on oviposition of non-pollinating wasp and number of pollinator foundress

		传粉小蜂进蜂量 No. of pollinator foundress[1]	非传粉小蜂的疤痕数量 No. of the scar
粘鼠胶处理 Treatment（$n=73$）		4.53	297.10
对照 Control（$n=75$）		3.93	214.49
F 值 F value	粘鼠胶 Sticky glue（$df=1$）	2.16	1.85
	树 Tree（$df=1$）	2.05	63.17**
	粘鼠胶×树 Sticky glue×Tree（$df=1$）	8.03**	0.28

** $P<0.01$ (Two-way ANOVA).

[1]传粉小蜂进蜂数数据经过 lg（$X+1$）转换 [Number of pollinator foundress was transformed by lg（$X+1$）]。

差分析结果表明，黄猄蚁对榕果内各种小蜂的数量百分数都有显著影响（$n = 82$，$F_{1,80}9$，$P < 0.02$）（表 2）。榕果上有黄猄蚁拜访时，传粉小蜂的后代数量占各种小蜂总数的 73.02%；隔离黄猄蚁后，只占小蜂总数的 2.14%。黄猄蚁对非传粉小蜂 *P. agraensis* 的后代数量的影响趋势与传粉小蜂相同。有黄猄蚁时，*P. agraensis* 数量占小蜂总数的 6.45%，无黄猄蚁时，只占 0.12%。对于其他 4 种非传粉小蜂，黄猄蚁的存在则减少了相对数量。

表 2　黄猄蚁对榕果内传粉和非传粉小蜂后代百分率的影响

Tab. 2　Impact of *O. smaragina* on the percentage number of offspring of pollinator and non-pollinating wasp

		传粉小蜂 Pollinator	非传粉小蜂 Non-pollinating wasp				
		Ceratosolen fusciceps	*Apocrypta westwoodi*	*Apocrypta* sp.	*Platyneura testacea*	*Platyneura mayri*	*Platyneura agraensis*
后代数量百分数 Percentage number of offspring (%)	处理 Treatment ($n = 37$)	2.14	19.81	6.99	10.96	52.44	0.12
	对照 Control ($n = 45$)	73.02	6.14	0.20	1.79	12.41	6.45
F 值 F value	黄猄蚁 Ant ($df = 1$)	243.03**	23.78**	11.51*	9.89*	127.86**	46.40**
	树 Tree ($df = 3$)	1.89	0.69	0.82	0.30	7.44*	1.41
	黄猄蚁 × 树 Ant × Tree ($df = 3$)	1.34	3.56**	12.22**	9.22**	1.04	2.82*

* $P < 0.05$，** $P < 0.01$ (two-way ANOVA).

ᵃ数据做了 $\sin^{-1}(\sqrt{X})$ 转换 [Data was transformed by $\sin^{-1}(\sqrt{X})$]。

3　讨　论

本实验聚果榕上主要的蚂蚁种类黄猄蚁对传粉小蜂和非传粉小蜂有不同的影响，这种影响将间接有利于榕树的繁殖。这一结论与 Compton & Robertson（1988）的结论一致。

传粉小蜂在榕果内产卵，通常产卵速度较快（数秒就能钻进榕果）。由于停留的时间很短，不易被榕果上觅食的黄猄蚁发现；而榕果上传粉小蜂的钻入孔很小，黄猄蚁无法进入。所以黄猄蚁对传粉小蜂的产卵干扰较小。非传粉小蜂在榕果外面将产卵器插入果内产卵，通常产卵的时间要持续几分钟甚至几个钟头（个人观察）。所以非传粉小蜂的产卵极易受到黄猄蚁的干扰。

尽管产卵时受黄猄蚁干扰，但 *P. agraensis* 与其他几种非传粉小蜂不同，在有黄猄蚁干扰时，其后代数量百分率反而比无黄猄蚁时要高。这说明，*P. agraensis* 极有可能是传粉小蜂的寄生者。因为隔离黄猄蚁后，榕果内大部分瘿花被其他非传粉小蜂的后代占据，传粉小蜂后代数量很少，*P. agraensis* 缺乏可寄生的寄主。所以隔离黄猄蚁后，既减少了传粉小蜂的数量，同时也减少了 *P. agraensis* 的数量。

Schatz & Hossaert-Mckey（2003）认为榕树上的蚂蚁捕食传粉小蜂，不利于榕树繁殖。其原因是他们的研究主要处于子代小蜂羽化出飞的雄花期。在雄花期，传粉小蜂的子代小蜂飞出榕果时行动较缓慢，往往还在榕果的苞片口停留片刻，梳理翅膀和身上携带的花粉，此时很容易受到蚂蚁的攻击。而在雄花期，非传粉小蜂的子代小蜂爬出出蜂口时，不会在榕果上停留；且一旦受到蚂蚁的攻击，就会很快跳到其他树枝或榕树上（Schatz & Hossaert-Mckey，2003）。

在研究过程中我们发现，聚果榕上除了本实验研究的黄猄蚁外，还有近 20 种蚂蚁。不同种类的蚂蚁可能会对榕果内的小蜂有不同影响（Dejean et al，1997）；不同榕树上的蚂蚁密度不同（Cushman et al，1998），其不同的密度也可能会对小蜂产生不同程度影响；同一株树上不同种类蚂蚁的相互作用也可能影响到榕果内小蜂群落结构。这些问题还有待于深入研究。

致谢：感谢美国 Michigan 州立大学的 Zachary Huang（黄智勇）博士和澳大利亚 Monash 大学的 Gerry P. Quinn 博士在数据分析过程中给予的热情帮助；感谢西南林学院的徐正会老师帮助鉴定蚂蚁标本。

参考文献：

Berg CC. 1989. Classification and distribution of *Ficus* [J]. *Experientia*, **45** (7): 605-611.

Bronstein JL. 1991. The nonpollinating wasp fauna of *Ficus pertusa*: Exploitation of a mutualism [J]. *Oikos*, **61** (2): 175-186.

Compton SG, Robertson HG. 1988. Complex interactions between mutualisms: Ants tending homopterans protect fig seeds and pollinating wasps [J]. *Ecology*, **69** (4): 1302-1305.

Cook JM. 2003. Mutualists with attitude: Coevolving between fig wasps and figs [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, **18** (5): 241-248.

Cushman GH, Compton SG, Zachariades C, Ware AB, Nefdt RJC, Rashbrook VK. 1998. Geographic and taxonomic distribution of a positive interaction: Ant-tended homopterans indirectly benefit figs across southern Africa [J]. *Oecologia*, **116** (3): 373-380.

Dejean A, Bourgoin T, Gibernau M. 1997. Ant species that protect figs against other ants: Result of territoriality induced by a mutualistic homopteran [J]. *Ecoscience*, **4** (4): 446-453.

Herre EA. 1999. The evolution of mutualisms: Exploring the paths between conflict and cooperation [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, **14** (2): 49-53.

Hölldobler B. 1983. Territorial behavior in the green tree ant (*Oecophylla smaragdina*) [J]. *Biotropica*, **15** (4): 241-250.

Hölldobler B, Wilson EO. 1977. Weaver ants: Social establishment and maintenance of territory [J]. *Science*, **195** (4281): 900-902.

Hölldobler B, Lumsden CJ. 1980. Territorial strategies in ants [J]. *Science*, **210** (4471): 732-739.

Janzen DH. 1979. How to be a fig [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**: 13-51.

Michaloud G, Carriere S, Kobbi M. 1996. Exceptions to the one: One relationship between African fig trees and their fig wasp pollinators: Possible evolutionary scenarios [J]. *Journal of Biogeography*, **23** (4): 513-520.

Schatz B, Hossaert-Mckey M. 2003. Interactions of the ant *Crematogaster scutellaris* with the fig/fig wasp mutualism [J]. *Ecological Entomology*, **28** (3): 359-368.

Weiblen GD. 2002. How to be a fig wasp [J]. *Annual Review of Entomology*, **47**: 299-330.

Weiblen GD, Yu DW, West SA. 2001. Pollination and parasitism in functionally dioecious figs [J]. *Proceedings of the Royal Society of London*, **B268** (1467): 651-659.

West SA, Herre EA. 1994. The ecology of New World fig-parasitising wasps Idarnes and implications for the evolution of the fig-pollinator mutualism [J]. *Proceedings of the Royal Society of London*, **B258**: 67-72.

Yang DR, Zhao TZ, Wang RW, Zhang GM, Song QS. 2001. Study on pollination ecology of fig wasp (*Ceratosolen* sp.) in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China [J]. *Zool. Res.*, **22** (2): 125-130. [杨大荣，赵庭周，王瑞武，张光明，宋启示. 2001. 西双版纳热带雨林聚果榕小蜂的传粉生态学. 动物学研究，**22** (2): 125-130.]